Strausfeld N. J., Seyan H. S., Milde J. J. The neck motor system of the fly Calliphora erythrocephala. 1. Muscles and motor neurons // J. Comp. Physiol. A (1987).— **160**.— P. 205—224.

Utzeri C. Tactile communication through the tandem link in the Odonata and the problem of tandem oviposition in Sympetrum (Libellulidae) // Opusc. zool. flumin.— 1989.— **35**.— P. 1—6.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 02.08.90

Sensilles in Dragonflies Arrester System. Gorb S. N.— Vestn. zool., 1991, N 1.— Sensillar topography of the arrester system in representatives of 10 dragonfly families (Calopterygidae, Euphaeidae, Lestidae, Coenagrionidae, Platycnemididae, Aeschidae, Gomphidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Libellulidae) have been studied with the aid of scanning electron microscopy. Essential regularities in sensilles position within arrester system are established on the base of 69 species studied. Functional interepretation of different sensory fields is proposed.

УДК 581.1 : 611-018

Е. В. Скрипченко, П. М. Мажуга

СТРОМА КОСТНОГО МОЗГА У РЕПТИЛИЙ

В сравнительном ряду наземных позвоночных — от амфибий до млекопитающих — наблюдается последовательно прогрессирующее развитие костномозговой ткани — основы дефинитивного кроветворения. Из этого следует, что у представителей различных классов гемопоэтическая функция костного мозга проявляется далеко не в равной мере и это свойство, по-видимому, имеет прямую связь с уровнем его структурной организации. И хотя в паренхиме костного мозга, начиная уже с земноводных, обнаруживаются клетки основных кроветворных рядов (эритроцитарного и миелоцитарного), даже чисто количественный их показатель свидетельствует в какой-то мере о различной степени его гемопоэтической активности. К сожалению, более достоверных сведений о кроветворной функции костного мозга в сравнительном ряду позвоночных очень мало. Сейчас уже известно, что гемопоэз теснейшим образом связан с микроокружением, его нельзя отделить от той части кроветворной ткани, которой обычно отводилась лишь роль механической опоры (Трентин, 1982; Фриденштейн, 1982). Новые исследования в этой области все более убеждают в том, что именно обстановка микроокружения в костном мозге может определять состояние и интенсивность гемопоэза (Старостин, 1986; Хрущов и др., 1988). К тому же до сих пор остается неясным значение костномозговой стромы в сохранении исходных клеточных состояний для кроветворения, то есть тех функциональных единиц, которые в последнее время принято называть стволовыми кроветворными клетками. С учетом таких предпосылок появилась необходимость более обстоятельно разобраться в структурной организации костного мозга и, в частности, в устройстве так называемой стромальной части. Такая именно задача была поставлена в нашей работе. Для изучения устройства стромальной части костного мозга мы решили использовать принцип сравнительногистологических сопоставлений, исходя из уже известного факта, что у представителей земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих костный мозг существенно отличается по уровню своей тканевой организации и по участию в дефинитивном кроветворении. К тому же подобные исследования на наземных позвоночных еще никем не проводились.

Материал и методы. Для гистологического исследования использовали костный мозг из бедренной кости взрослых особей *Lacerta agilis, Lacerta saxicola, Emys orbicularis, Testudo horsfieldy*, отобранный в весенне-летний период. После фиксации в 10 % нейтральном формалине и заливки в парафин изготавливали гистологические срезы. Их окрашивали гематоксилин-эозином, пикрофуксином, ШИК-реакцией. Ретикулярный каркас выявляли импрегнацией серебром (Волкова, 1971). Для электронно-микроскопических исследований образцы фиксировали в 2,5 %-м глютаральдегиде и 2 %-й четырехокиси осмия, заключали в аралдит. Ультратонкие срезы обрабатывали по методу Рейнольдса и исследовали под электронным микроскопом Тесла БС-500.

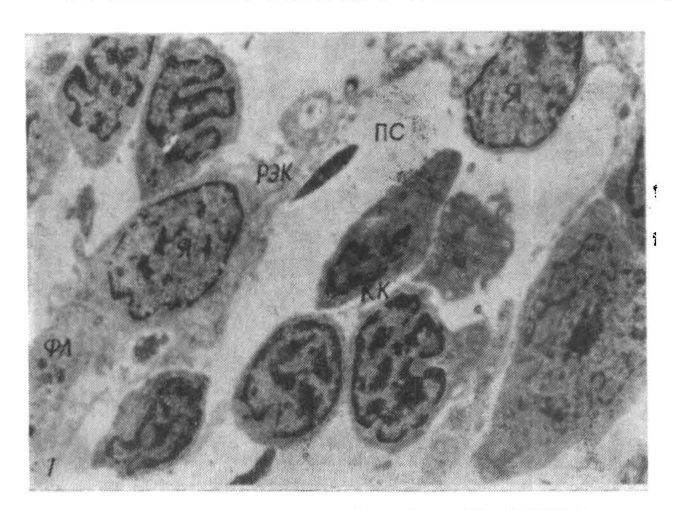


Рис. 1. Фрагмент синусоида костного мозга *Lacerta agilis* (×4000):
РЭК — ретикулоэндотелиальная клетка; *Я* — ядро; *ФЛ* — фаго- и лизосомы; *ПС* — просвет синусоида; *КК* — клетка крови.

Результаты и обсуждение. В составе стромы костного мозга у всех исследованных представителей пресмыкающихся постоянно обнаруживаются ретикулиновые и коллагеновые волокна, кровеносные капилляры и синусоиды, фибробластические ретикулярные клетки, ретикулярные фагоцитирующие и жировые клетки. Межклеточные пространства заполнены жидкой средой, вероятно, близкой к плазме крови.

Ретикулиновые волокна, ветвясь и переплетаясь между собой и с коллагеновыми волокнами, образуют ячеистую структуру, которая на гистологическом срезе напоминает соты. Возможно, в этой конструкции присутствует и мембрана, образующая лакуны. Такой каркас стромы дополняется многочисленными кровеносными капиллярами, преобладающей формой среди которых являются синусоиды. Сосудистая стенка представлена одним слоем эндотелиальных клеток. У млекопитающих они описаны под названием ретикулоэндотелиальных (Новиков, 1983). Стенка капиллярных сосудов, как правило, не содержит базальной мембраны. Отсутствие базальной мембраны отмечено в стенках венозных синусов в костном мозге *Lacerta hispanica* (Zapata et. al., 1981). Ретикулоэндотелиальные клетки обнаруживают сходство по морфологии и ультраструктуре с ретикулярными клетками, связанными с фибриллярным каркасом, имеют ШИК-положительную цитоплазму. При электронномикроскопическом исследовании в них обнаруживаются рибосомы, митохондрии, включения, что указывает на способность этих клеток к фагоцитозу (рис. 1). А. Запата и соавторы (Zapata et al., 1981), обнаружившие лизосомоподобные тельца в цитоплазме эндотелиальных клеток и фиксированных ретикулярных клеток костного мозга *Lacerta hispanica*, склонны все же связывать функцию фагоцитоза со свободными макрофагами. Ретикулоэндотелиальные клетки могут образовывать цитоплазматические отростки в экстраваскулярное пространство. Клетки стенки сосудов связаны с волокнистым каркасом с помощью прямых контактов и посредством отростчатых ретикулярных клеток. Таким образом, все кровеносные сосуды оказываются надежно закрепленными цитоплазматическими растяжками в ретикулиново-коллагеновой арматуре, довольно прочно соединенной с внутренней поверхностью костной трубки. В такой конструкции состояние просвета кровеносного сосуда определяется не только активностью ограничивающих его клеток, но и воздействием всего стромального каркаса, его клеточного и неклеточного компонентов. Это обстоятельство может указывать на существенное влия-

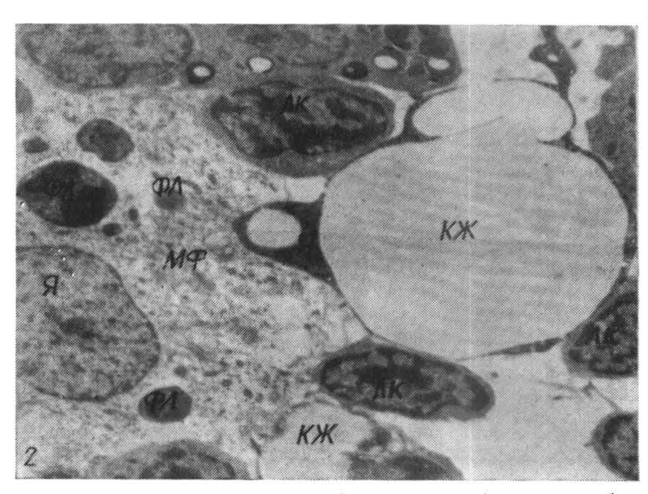


Рис. 2. Адипоцит, контактирующий с макрофагом и лимфоцитоподобными клетками в костном мозге *Lacerta agilis* (×6000):
КЖ — капля жира; *ЛК* — лимфоцитоподобная клетка; *МФ* — макрофаг; *Я* — ядро; *ФЛ* — фито- и лизосомы.

ние внесосудистых стромальных элементов на условия циркуляции в капиллярных емкостях кровеносного русла миелоидной ткани.

Описанная выше архитектоника стромы не является стабильной в смысле постоянного сохранения ее структуры продолжительное время. Изменение ячеистой плотности ретикулиново-коллагенового каркаса заметно в зонах с различной гемопоэтической активностью костного мозга у взрослых особей. Пластическое моделирование конструкции стромы достигается, по-видимому, активной деятельностью ее же клеток. По крайней мере такие наблюдения описаны для костного мозга млекопитающих (Мажуга, 1978). Костный мозг исследованных рептилий имеет с ним много общих черт и, по мнению некоторых исследователей (Efrati et. al., 1970 и др.), является у рептилий главной тканевой гемопоэтической ареной.

Самой многочисленной клеточной популяцией в строме костного мозга рептилий являются адипоциты, заметные по содержащихся в их цитоплазме одной или нескольким жировым вакуолям, при периферической локализации ядра. Костномозговой жир отличается от экстрамедуллярных жировых запасов по энзиматическим свойствам, составу жира и морфологии самих жировых клеток (Tavassoli, 1974, 1976, 1977). По данным изучения in vitro (Allen et al., 1976) костномозговым адипоцитам свойственна функция индукции гранулопоэза. Количество их всегда возрастало при стимулировании гранулопоэза и, напротив, сокращалось при возвращении гранулопоэза к норме (Brookoff et. al., 1982).

При исследовании костного мозга *Lacerta agilis* под электронным микроскопом нами нередко регистрировались прямые контакты между клетками гранулоцитарного ряда и жировыми клетками стромы, а также между адипоцитами, макрофагами и плазматическими клетками (рис. 2). Нередко наблюдались картины с адипоцитами, окруженными лимфоцитоподобными клетками. Как правило, контакты жировых клеток с другими видами клеток сосредоточены в местах узкого ободка цитоплазмы, ограничивающего жировую вакуоль.

В регуляции кроветворения важное место отводится короткодистантному взаимодействию стромальных и кроветворных элементов, играющих важную роль в процессах дифференцировки, пролиферации, созревания и миграции стволовых кроветворных клеток и их потомков (Фриденштейн, 1982; De Bruyn, 1981; Lichtman, 1981). Прямой контакт клеток создает наиболее благоприятные условия для обмена химическими сигна-

лами. Хотя важность клеточных контактов признана, механизм, посредством которого взаимодействуют гемопоэтические и стромальные клетки, еще не выяснен. Можно лишь предполагать, что прямые контакты кроветворных клеток с адипоцитами стромы обусловлены их трофическими связями, при которых жировые запасы адипоцитов используются другими клетками в качестве источника энергии.

В костном мозге *Emys orbicularis* и *Testudo horsfieldy* имеются также значительные запасы гликогена, многочисленные глыбки которого рассредоточены по всей строме. Как известно, гликоген — это углеводный резерв. Он может использоваться клетками в энергетическом и пластическом метаболизме в процессах роста, размножения и дифференцировки клеток.

Таким образом, тканевая основа костного мозга у рептилий представлена сложным комплексом клеточных, сосудистых и фибриллярных структур, формирующих единую весьма пластичную систему, способную с помощью прямых взаимодействий и посредством жидкой тканевой среды оказывать локальное влияние на клетки костномозговой паренхимы. В этот комплекс структур входят: ретикулиновые и коллагеновые волокна, кровеносные капилляры и синусоиды, фибробластические ретикулярные клетки, ретикулярные фагоцитирующие и жировые клетки. Такие взаимодействия между стромальными и кроветворными клетками, как и весь процесс кроветворения в костном мозге, должен быть, по-видимому, довольно динамичными по интенсивности и лабильными по структурным проявлениям. Большое значение имеют локальные межклеточные взаимодействия и наличин собственных энергетических и пластических резервов. Эти факторы играют, по-видимому, основную роль в создании условий кроветворного микроокружения.

Волкова О. В., Елецкий Ю. К. Основы гистологии и гистологической техники.— М.: Медицина, 1971.— С. 219—221.

Мажуга П. М. Кровеносные капилляры и ретикуло-эндотелиальная система костного мозга.— Киев : Наук. думка, 1978.—175 с.

Новиков И. И. Кровеносные сосуды костного мозга.— М.: Медицина, 1983.— 151 с.

Старостин В. И. Органные и тканевые основы кроветворения.— Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1986.— 53 с.

Третин Д. Д. Кроветворное микроокружение // Пробл. гематол. и переливания крови.— 1982.— 27, № 7.— С. 52—57.

Фриденштейн А. Я. Стромальные клетки костного мозга и кроветворное микроокружение // Арх. патологии.— 1982.— 44, вып. 10.— С. 3—11.

Хрущов Н. Г., Старостин В. И., Домарацкая Е. И. и др. Стволовые клетки крови.— М., 1988.— Т. 13.— 205 с.

Allen T. D., Dexter T. M. Cultural interrelationship during in vitro granulopoiesis // Differentiation.— 1976.— 6.— P. 191.

Brookoff D. L., Weiss L. Adipocyte development and the loss of erythropoietic capacity in the bone marrow of mice after sustained hypertransfusion //Blood.— 1982.— [illegible] N 6.— P. 391—410.

De Bruyn P. P. H. Structural substrates of bone marrow function // Seminars in Hematology.— 1981.— 18, N 3.— P. 179—183.

Efrati P., Nir E., Yaari A. Morphological and cytochemical observations on cells of the hematopoietic system of Agama stellio (Linnaeus) // Israel J. Med. Sci.— 1970.— N 6.— P. 23—31.

Lichtman M. A. The ultrastructure of the hemopoietic environment of the marrow: a review // Experim. Hematol.— 1981.— 9, N 3.— P. 391—410.

Tavassoli M. Marrow adipose cells.— Ultrastructural histochemical characterization // Arch. Patol. Lab. Med.— 1974.— 98.— P. 189.

Tavassoli M. Marrow adipose cells.— Histochemical identification of labile and stable components // Ibid.— 1976.— 100.— P. 16.

Tavassoli M. Cytochemistry of marrow and extramedullary adipocytes in minolayer cultures // Scand. J. Haematol.— 1978.— 20.— P. 330.

Zapata A., Leceta J., Vellena A. Reptilian bone marrow. An ultrastructural study in the Spanish lizard, Lacerta hispanica // J. Morphol.— 1981.— 168, N 2.— P. 137—149.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 17.07.89

Англ. резюме см. с. 86